Aus dem Physiologischen Institut
der Freien Universität Berlin

DIE VERÄNDERUNG DER GRÖSSE DES REZEPTIVEN FELDZENTRUMS RETINALER ON-ZENTRUM-NEURONE DER KATZE BEI VERSCHIEDENER LICHTADAPTATION

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Hannes Domberg
aus Dresden

1972

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547025_0068

Aus dem Physiologischen Institut
der Freien Universität Berlin

DIE VERÄNDERUNG DER GRÖSSE DES REZEPTIVEN FELDZENTRUMS RETINALER ON-ZENTRUM-NEURONE DER KATZE BEI VERSCHIEDENER LICHTADAPTATION

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Hannes Domberg

aus Dresden

Referent: Professor Dr.med.Otto-Joachim G r ü s s e r

Korreferent: Professor Dr.med.Hugo H a g e r

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fachbereiche
der Freien Universität Berlin

Promoviert am: 12.7.1972

I N H A L T S V E R Z E I C H N I S

1. EINLEITUNG
1.1. Sinnesphysiologische Grundlagen
1.2. Historische Einleitung
1.3. Das rezeptive Feld
1.4. Problemstellung
1.5. Neuroanatomische Grundlagen
2. METHODIK
2.1. Präparation
2.2. Stimulation
2.3. Datenanalyse
3. BEFUNDE
3.1. Veränderung der rezeptiven Feldorganisation
3.1.1 Veränderung der rezeptiven Feldzentrumgröße
3.1.2 Änderung der Hintergrundaktivität
3.1.3 Änderung der maximalen Entladungsrate
3.2. Diskussion
4. Literatur

1. E I N L E I T U N G

1.1. Sinnesphysiologische Grundlagen

Das Auflösungsvermögen des Wirbeltierauges wird durch die physikalischen Eigenschaften der lichtbrechenden Medien, durch den anatomisch-morphologischen Aufbau des Auges und durch die Übertragungseigenschaften der Neurone der Sehbahn bestimmt.
Bei Untersuchungen über die Sehschärfe muß man die genannten Größen auf den Einfluß, den diese auf die Sehschärfe ausüben, wenn sich das Auge Änderungen der Leuchtdichte anpassen muß, betrachten:

Die physikalischen Parameter sind mit dem anatomischen Aufbau des dioptrischen Apparates weitgehend festgelegt. In Anpassung an unterschiedliche Lichtverhältnisse ändert sich nur der Pupillendurchmesser zur Regulierung des einfallenden Lichtstromes und zur Korrektur von Abbildungsfehlern auf der Netzhaut.
Bei experimenteller Ausschaltung des Pupillenspiels durch Pharmaka kann der dioptrische Apparat im folgenden als konstante Größe betrachtet werden.
Die Weitergabe von visuellen Informationen von auf der Netzhaut abgebildeten Gegenständen erfolgt über den neuronalen Anteil des Auges, der entwicklungsgeschichtlich aus einem Hirnteil entstanden ist. Die Verteilung der Photorezeptoren, ebenso die der anderen Netzhautelemente, auf der Netzhaut ist ungleich. Daher ist der Ort der Abbildung auf der Netzhaut, beziehungsweise die Rezeptordichte in einem bestimmten Netzhautareal, von Bedeutung für die Sehschärfe.

Den wesentlichsten Einfluß auf die Sehschärfe übt die weitere neuronale Verarbeitung einer visuellen Information durch die nervösen Elemente der Netzhaut aus,da die "rezeptiven Felder" (RF) der Netzhaut (HARTLINE,1938, 1940) in ihrer funktionellen Organisationsform vom Adaptationszustand abhängig sind.

1.2.Historische Einleitung

Von psychophysischen Experimenten ist lange bekannt, daß die Sehschärfe eine Funktion der Leuchtdichte ist. Der Astronom T.MAYER (1754) glaubte gefunden zu haben, daß die Sehschärfe sich proportional zur sechsten Wurzel aus der Beleuchtungsstärke verhält.A.POSCH (1876) fand eine annähernd logarithmische Beziehung zwischen Sehschärfe und Beleuchtungsstärke.
A.KONIG untersuchte die Abhängigkeit der Sehschärfe von der Leuchtdichte in seinen klassischen Experimenten (1897) über einen Leuchtdichtebereich von etwa 10^{-3} bis 10^{5} (asb). Er fand dabei eine logarithmische Beziehung zwischen Sehschärfe und Leuchtdichte.Die unterschiedlichen Steigungen der Kurven erklärte KÖNIG mit der Funktion von Stäbchen und Zapfen anhand der Duplizitätstheorie.
S.HECHT (1928) bestätigte KÖNIGs Ergebnisse und sah die Variationsbreite der Sehschärfenänderung als retinales Geschehen an,ebenfalls anhand der Duplizitätstheorie.
Die Art der Verteilung der Rezeptoren auf der Retina ist nach HECHT von untergeordneter Bedeutung,da die Anzahl der Rezeptoren in Bezug auf eine bestimmte Fläche

anatomisch festgelegt ist und die Variationsbreite nicht erklärt. Er nahm eine funktionelle Änderung der Anzahl der beteiligten Rezeptoren in Abhängigkeit vom Adaptationszustand an auf Grund einer individuellen Empfindlichkeitsschwelle der Rezeptoren und des statistischen Verhaltens derselben. Dies würde bedeuten, daß bei niedrigen Intensitäten die Zahl der funktionell am Sehvorgang beteiligten (erregbaren) Rezeptoren sehr gering ist, was einer rezeptiven Oberfläche mit nur geringer Rezeptordichte pro Flächeneinheit entsprechen würde, das heißt, der retinale Abstand zwischen zwei zu diskriminierenden Konturen ist groß und somit die Sehschärfe nur gering. Bei zunehmender Helligkeit würde die Zahl der aktiv beteiligten Rezeptoren zunehmen und damit die Sehschärfe zunehmen.

Mit der erweiterten Kenntnis über die Informationsverarbeitung im visuellen System durch neurophysiologische Untersuchungsmethoden und weitgehender Aufklärung der neuroanatomischen Struktur der Wirbeltiernetzhaut, muß man heute die Veränderung der Sehschärfe bei verschiedenen Leuchtdichteverhältnissen, auf die das Auge adaptieren kann, der veränderlichen funktionellen Organisation der rezeptiven Felder zuschreiben.

1.3. Das rezeptive Feld

Die Definition des rezeptiven Feldes (RF) stammt von ADRIAN, CATELL und HOAGLAND (1931), sie bezeichneten mit RF jenes Froschhautareal, von dem eine sensible, mechanorezeptorische Nervenfaser aktiviert werden kann. HARTLINE übertrug den Begriff des RF in die Physiologie der Netzhaut (1938, 1940), indem er zeigen konnte, daß eine einzelne Zelle der Ganglienzellschicht in der Froschnetzhaut von verschiedenen Punkten der Netzhaut aktiviert und gehemmt werden kann. KUFFLER (1953) beschrieb erstmals die antagonistische Struktur der RF der Katzennetzhaut nach systematischer Abtastung mit punktförmigen Lichtreizen. Er fand eine konzentrische antagonistische Organisation von lichtaktiviertem RF-Zentrum und lichtgehemmter RF-Peripherie bei den on-Zentrum-Neuronen, beziehungsweise ein genau spiegelbildliches Verhalten bei den off-Zentrum-Neuronen.
Diese statische Auffassung des RF wurde später durch ein dynamisches Modell ersetzt (RODIECK 1965; WUTTKE, RACKENSPERGER und GRÜSSER 1965; GRÜSSER und WUTTKE 1966), nachdem bereits BARLOW, FITZHUGH und KUFFLER 1957 über verschiedene Organisationsformen des RF bei unterschiedlichen Leuchtdichten berichteten.

1.4. Problemstellung der vorliegenden Arbeit

BARLOW, FITZHUGH und KUFFLER (1957) beschrieben für zwei extreme Adaptationszustände der Netzhaut verschiedene Organisationsformen des RF der Katzennetzhaut, insbesondere Veränderungen des RF-Zentrums (RFZ). Unter Berücksichtigung psychophysischer Experimente (KÖNIG 1897; HECHT 1928) und von Arbeiten über die räumliche Summation bei

niedrigen Lichtintensitäten (LYTHGOE 1940) untersuchten sie die Organisation des RF nach Dunkeladaptation und bei einem Zustand nach Helladaptation im photopischen Bereich. Nach völliger Dunkeladaptation fehlte die von KUFFLER (1953) beschriebene antagonistische Struktur, nach Helladaptation fand sich die klassische Einteilung in Zentrum und Peripherie bestätigt, wobei der Gipfel der neuronalen Aktivierung (RFZ) im Durchmesser verkleinert war.

Da die Katzennetzhaut eine Netzhaut ist, in der die Stäbchen dominieren, spielt bei Veränderungen der Sehschärfe ein Übergang von einem Rezptorsystem zum anderen, das heißt, der Übergang vom Stäbchen- zum Zapfensehen eine untergeordnete Rolle.

Die Anpassung an verschiedene Leuchtdichteverhältnisse (Adaptation), die einen Arbeitsbereich von Leuchtdichteunterschieden im Verhältnis $1:10^{10}$ umfaßt (mondlose Nacht und hellstes Sonnenlicht), ist einmal durch photochemische Vorgänge möglich, zum anderen erfolgt sie auf neuronaler Ebene durch die funktionelle Änderung der RF-Struktur durch Hemmungs- und Erregungsprozesse im rezeptiven Feld.

In der vorliegenden Arbeit wurde untersucht, ob diese Veränderungen in der RF-Organisation ein kontinuierlicher Vorgang ist, oder ob eine sprunghafte Veränderung eintritt, wie das zum Beispiel beim Übergang von einem Rezeptorsystem auf ein anderes der Fall ist.

1.5. Neuroanatomische Grundlagen

In der Wirbeltiernetzhaut (CAJAL;POLYAK)befinden sich die ersten drei Neurone der Sehbahn auf drei anatomisch unterscheidbaren Schichten verteilt mit den für eine bestimmte Schicht charakteristischen Zellen:den Photorezeptorzellen,den Bipolarzellen und den Ganglienzellen. Zwischen der Rezeptorschicht und den Bipolarzellen breitet sich in der sogenannten äußeren plexiformen Schicht eine netzförmige Zwischenschicht der Horizonalzellen aus,in der inneren plexiformen Schicht zwischen Bipolarzellen und Ganglienzellen entsprechend die der amakrinen Zellen.Neben den neuronalen Elementen befinden sich Gliazellen (Müller'sche Stützfasern).

Die von den Rezeptoren kommende Erregung wird über die Innenglieder der Rezeptoren in die äußere plexiforme Schicht auf die Dendriten der Bipolarzellen übertragen und von dort weitergeleitet zu den Synapsen mit den Ganglienzellen in der inneren plexiformen Schicht. Das Netzwerk der Horizontalzellen bildet nach neueren elektronenoptischen Befunden synaptische Kontakte sowohl mit den Rezeptorendigungen als auch mit den Bipolarzelldendriten (DOWLING,BROWN und MAJOR,1966; GALLEGO,1966).In der inneren plexiformen Schicht beschreiben DOWLING und BOYCOTT synaptische Kontakte zwischen den amakrinen Zellen und den Bipolarzellen einerseits,anderseits zwischen amakrinen Zellen und Ganglienzellen,aber auch Kontakte der amakrinen Zellen untereinander.Die Abbildung 1 zeigt eine schematische Darstellung der häufigsten synaptischen Verknüpfungen nach den elektronenoptischen Befunden von DOWLING.

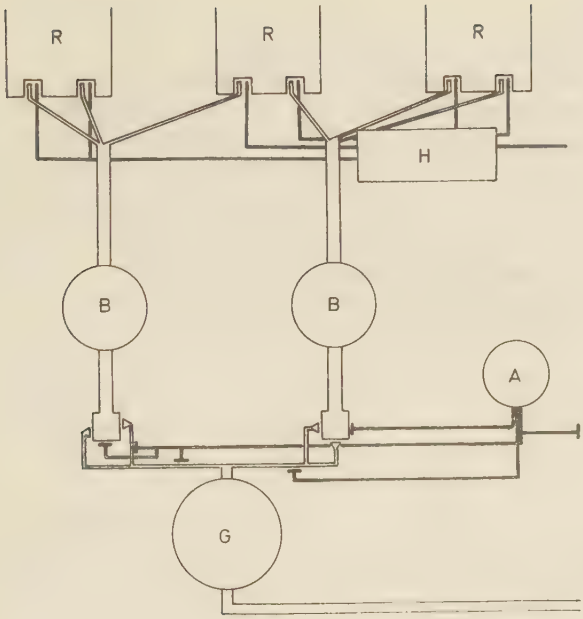

Abb.1 Schematische Darstellung der häufigsten synaptischen Verknüpfungen von Rezeptorzellen R, Horizontalzellen H, Bipolarzellen B, amakrinen Zellen A und Ganglienzellen G nach elektronenoptischen Befunden (DOWLING et al.)

BROWN und MAJOR geben als anatomisches Substrat für das rezeptive Feldzentrum einer Ganglienzelle das Dendritenbäumchen dieser Zellart an. Sie fanden bei den paracentralen Feldern der Katzennetzhaut Ganglienzelldendritenbäumchen in zwei verschiedenen Größenordnungen, einmal zwischen 70 und 200 µ im Durchmesser, zum anderen zwischen 400 und 700 µ. Die Größe des rezeptiven Umfeldes würde dann durch andere retinale Elemente bestimmt, die von lateral hemmend (on-Zentrum-Neurone) oder erregend (off-Zentrum-Neurone) einwirken.

2. Methodik

Die Experimente wurden an 10 Katzen, etwa 3 bis 3,5(kg) schwer, durchgeführt, die während einer Pentobarbital-Narkose (30 mg/kg Körpergewicht) operativ vorbereitet wurden. Während der Versuche wurde die Narkose flach weitergeführt.
Um eine aktive Augenbewegung sicher auszuschließen, wurde mit Hilfe eines Venenkatheters ein Gallamin - d-Tubocurarin-Gemisch als Dauerinfusion während der gesamten Versuchsdauer infundiert. Dies erforderte künstliche Dauerbeatmung über eine Trachealkanüle.
Die Pupillen warenzur Korrektur von Abbildungsfehlern mit Prostigmin enggestellt. Die Augen wurden mit Haftschalen versehen.

2.1. Präparation

Nach den Koordinaten von HORSLEY und CLARK (1908) wurde die Schädelkalotte über dem Ableitungsgebiet aus dem Tractus opticus mit Hilfe einer kleinen Bohrung von 5 (mm) im Durchmesser eröffnet, die Dura mater dargestellt und im Bereich der Bohrung entfernt.
Die Ableitungselektrode wurde mit einem stereotaktischen Apparat in den Traktus opticus vorgetrieben, der durch Lichtreizung des kontralateralen Auges unter akustischer Kontrolle sicher aufzufinden war.

2.2. Stimulation

Das operierte Tier wurde vor einem Pergamentschirm derart fixiert, daß das der Bohrung kontralaterale Auge auf diesen Schirm blickte. Die Entfernung vom Auge zum Schirm betrug

dabei 95 (cm). Die Stimulation erfolgte von der anderen Seite des Schirmes, der idealisiert einem Lambert-Strahler entsprach.
Als Lichtquellen dienten zwei Xenon-Hochdrucklampen, eine für den bewegten punktförmigen Reiz, die andere für die Beleuchtung des Hintergrundes.
Zur Reduzierung der Leuchtdichte wurden Neutralgrau-Filter (SCHOTT&Gen., Mainz) mit logarithmischer Abstufung benutzt. Als Reizpunkt diente ein Lichtpunkt von 0,22 Grad im Durchmesser, der über den Drehspiegel eines umgebauten Spiegelgalvanometers auf den Pergamentschirm projiziert wurde. Die Frequenz und die Amplitude des Reizpunktes (60 cm auf dem Schirm) wurde von einem Impulsgeber (WAVETEK) mit einer Dreiecksimpilscharakteristik derart gesteuert, daß die Bewegung des Lichtpunktes auf dem Projektionsschirm linear war. Nach dem Aufsuchen eines rezeptiven Feldes un der Bestimmung des rezeptiven Feldzentrums unter akustischer und Zählerkontrolle wurde der Reizpunkt horizontal in gleichförmiger Bewegung durch das RF hin- und herbewegt mit einer Geschwindigkeit von 13,75 Grad pro Sekunde.
Die Registrierung begann nach mindestens 90 Minuten völliger Dunkeladaptation (BARLOW, FITZHUGH, KUFFLER, 1957). Begonnen wurde mit einer Reizpunktleuchtdichte von 0,047 (asb) bei einer Hintergrundsleuchtdichte von $0{,}31 \cdot 10^{-4}$ (asb). Das Verhältnis von Reizleuchtdichte zur Hintergrundsleuchtdichte blieb bei steigender Reizstärke stets konstant, es betrug 1 : $1{,}5 \cdot 10^{-3}$. Der Reizpunkt wurde mindestens 100 mal durch das RF hin- und herbewegt, wobei die Reizamplitude sehr viel größer war als das gesamte rezeptive Feld.

Nach jeder Reizung wurde die Leuchtdichte jeweils in Stufen von 0,3 log-Einheiten (oder auch um 0,4 log-Einheiten, nach Art der Filter) erhöht, gleichsinnig für Reizpunkt und Hintergrund. Insgesamt wurden damit 12 verschiedene Leuchtdichtestufen untersucht, die hellste war für den Reizpunkt 187,5 (asb), für den Hintergrund 0,125 (asb).

Die Veränderung der Leuchtdichte des Hintergrundes bedeutet, daß von einem skotopischen Adaptationszustand bis an die Grenze der photopischen Adaptation der ganzen Netzhaut variiert worden ist. Die Leuchtdichte des Reizes war um den Faktor $1{,}33 \cdot 10^3$ größer als die des Hintergrundes, sie reichte in den mittleren photopischen Bereich hinein. Die Messungen wurden demnach mit einem relativ großen Reiz - Hintergrundsabstand vorgenommen, sodaß zunächst mit Streulichteffekten zu rechnen war. Auf Grund der experimentellen Ergebnisse konnten Streulichteffekte sicher ausgeschlossen werden, da diese die beschriebenen Veränderungen im RFZ verdecken würden.

2.3. Analyse der experimentellen Daten

Die Ableitung der Aktionspotentiale vom Tractus opticus erfolgte mit Wolfram-Mikroelektroden mit einem Spitzendurchmesser von circa 1 μ, die nach der von HUBEL (1957) beschriebenen Methode hergestellt wurden. Für die Vorverstärkung der Spikes sorgte ein TEKTRONIX RM 122, die Endverstärkung erfolgte über den Verstärker TEKTRONIX 2A63 eines TEKTRONIX-Oscilloscopes 565. Die Speicherung der Meßdaten erfolgte mit Hilfe eines AMPEX-Magnetbandgerätes. In der Abbildung 2 wird der Versuchsaufbau schematisch beschrieben.

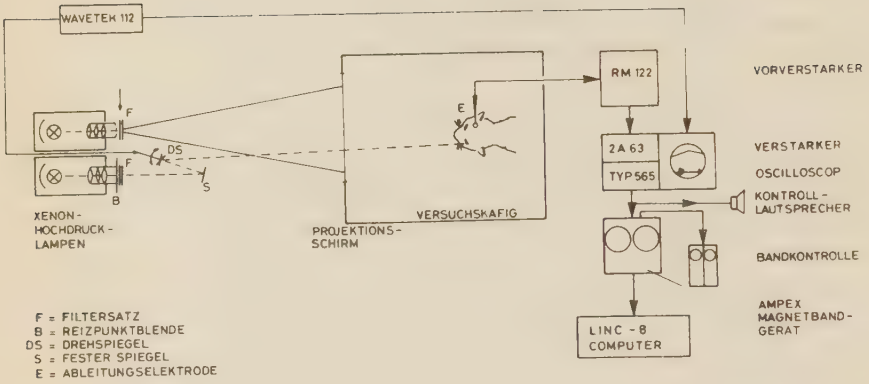

Abb.2 Versuchsanordnung. Das Versuchstier blickt auf den Projektionsschirm in 95 cm Entfernung. Die Reizung erfolgt von der anderen Seite des Schirmes. Der Reipunkt wird auf den Drehspiegel DS über einen festen Spiegel S projiziert. Der Drehspiegel wird vom Impulsgeber gesteuert. Spikes und Lage des Reizpunktes werden auf dem Oscilloscope sichtbar gemacht und gleichzeitig auf dem Magnetband aufgezeichnet. Die weitere Auswertung erfolgt über den Computer LINC-8.

Nach der Bandspeicherung der Versuchsdaten wurden diese mit einem LINC-8 Computer ausgewertet. Das Programm SPIFRE zählte die Spikes in einem Zeitintervall T_i (als ganzes Vielfaches von 5 msec) über n Intervalle bei m Wiederholungen. Der Durchgang der Reizamplitude durch eine Schwelle triggerte den Beginn der Auszählung. Nach m Durchgängen erfolgte die Normierung der Summe $X_{i,m}$ aller Daten im Zeitraum T_i nach folgender Formel:

$$X_i = \frac{\sum X_{i,m} \cdot 1000}{n \cdot T_i}$$

Diese Auswertung ergab Histogramme der neuronalen Aktivierung von einer Reizpunktposition weit außerhalb des rezeptiven Feldzentrums auf der einen, bis weit außerhalb auf der anderen Seite des RF. Es wurden je 50 Durchgänge in einer Richtung gemittelt.
Aus diesen Intervallhistogrammen wurde mit dem Programm SELMIT die mittlere Entladungsfrequenz der Hintergrundsaktivierung mit einfacher und doppelter Standardabweichung berechnet, wenn der Lichtpunkt außerhalb des RF lag und gleichzeitig wurden diese Werte als horizontale Linien auf dem Scope des Computers dargestellt. Die Schnittpunkte der Linie der doppelten Standardabweichung mit dem neuronalen Aktivierungsgipfel wurden mit zwei vertikalen Linien festgelegt und damit die Weite der neuronalen Aktivierung des RFZ über ein Fortran-Programm in Grad errechnet. Dies ergab den funktionellen Durchmesser des rezeptiven Feldzentrums bei dem jeweiligen Adaptationszustand der Retina (Abb. 5).

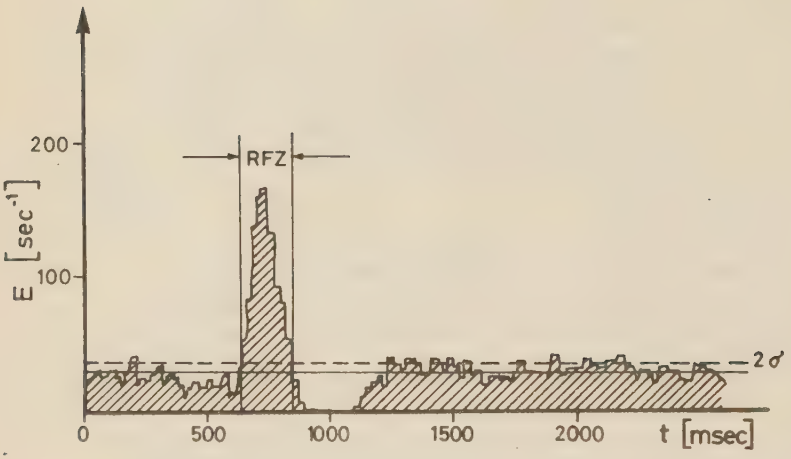

Abb.3 Intervallhistogramm zur Berechnung des Durchmessers des rezeptiven Feldzentrums (RFZ), der mittleren Entladungsrate der Hintergrundsaktivität (durchgezogene Linie) und der einfachen und doppelten Standardabweichung (2σ). Es wurden 50 Durchgänge des Reizpunktes in einer Richtung gemittelt. In der Ordinate ist die Entladungsrate pro Sekunde eingetragen, die Abszisse gibt die Zeit t in (msec) an.

3. B E F U N D E

3.1. Veränderung der rezeptiven Feldorganisation

Wenn der Reizpunkt das rezeptive Feld durchmißt, ändert sich die neuronale Aktivierung, gemessen an der Zahl der Entladungen pro Sekunde, nach Dunkeladaptation erst bei Eintritt in das RF-Zentrum, bei Austritt aus dem RFZ kehrt sie zur Ausgangslage (Hintergrundsaktivität) zurück. Eine konzentrisch zum RFZ angeordnete periphere Hemmzone stellt sich nicht dar, in Übereistimmung mit den Befunden von BARLOW, FITZHUGH und KUFFLER (1957) und den Befunden von RODIECK und STONE (1965), die das RF mit bewegten Lichtreizen untersuchten.
Die postexcitatorische Hemmung beim Austritt des Reizpunktes aus dem RFZ tritt erst bei einer Hintergrundsleuchtdichte von circa $0{,}3 \cdot 10^{-3}$ (asb) auf, wie in der Abbildung 4 deutlich erkennbar (entsprechend -2.6 log-Einheiten der Endleuchtdichte des Hintergrundes).
Mit der weiteren Zunahme von Reiz- und Hintergrundsleuchtdichte kommt es zur Ausbildung der klassischen antagonistischen Organisation des rezeptiven Feldes mit der von KUFFLER (1953) beschriebenen Anordnung von lichtaktiviertem Zentrum und hemmendem peripherem Umfeld bei den on-Zentrum-Neuronen.
Es ändert sich aber bei Zunahme der Leuchtdichte nicht nur die Anordnung in Zentrum und Peripherie, sondern das rezeptive Feldzentrum wird mit steigender Leuchtdichte im Durchmesser kleiner. Bei den untersuchten on-Zentrum-Neuronen ist außerdem eine deutliche Änderung der maximalen Entladungsrate erkennbar, sowie eine damit paralell verlaufende Änderung der Hintergrundsaktivität.

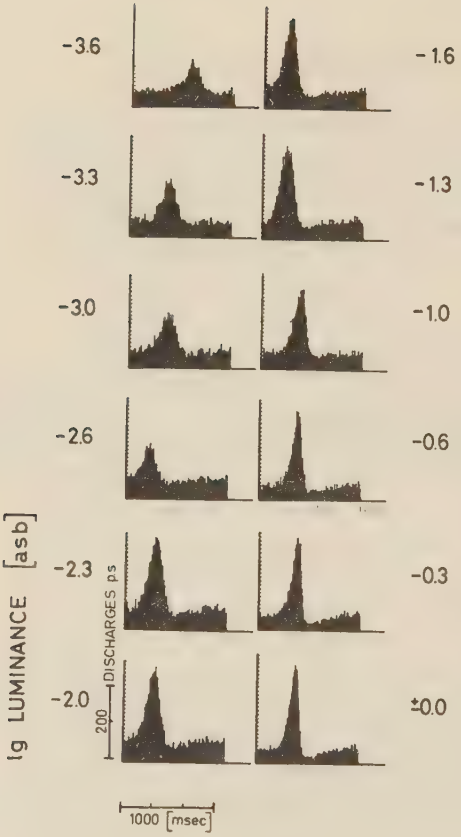

Abb.4 Histogramm eines rezeptiven Feldes nach Computerauswertung von 50 Reizsituationen in einer Richtung. Aufder Ordinate ist die Entladungsrate des Neurons pro Sekunde angegeben,auf der Abszisse die Zeit in Millisekunden.Die Ziffern bezeichnen die Reduktion der Leuchtdichte durch die Neutralgrau-Filter in log-Einheiten,-3.6 entspricht einer Punktleuchtdichte von 0,047 (asb) und einer Hintergrundsleuchtdichte von $0{,}03 \cdot 10^{-3}$(asb).

In der Abbildung 5 sind in der Originalregisrierung alle genannten Veränderungen im rezeptiven Feld nach Dunkeladaptation bei stetiger Zunahme der Leuchtdichte erkennbar.

3.1.1. Veränderung der rezeptiven Feldzentrumgröße

Die Größe der Zentren der rezeptiven Felder nimmt mit steigender Leuchtdichte nach völliger Dunkeladaptation der Netzhaut kontinuierlich ab. Die untersuchten Felder zeigten Zentren in der Größenordnung von 3 bis 6 Grad. Sie lagen alle paracentral. Andere Autoren geben für die paracentralen Felder der Katze entsprechende Größen an (WIESEL, 1960; RODIECK und STONE, 1965). In der Abbildung 6 sind die Durchmesser der rezeptiven Feldzentren von 9 on-Zentrum-Neuronen in Grad auf der Ordinate gegen die veränderung der Leuchtdichte auf der Abszisse aufgetragen.
Die normierten Daten von 14 on-Zentrum-Neuronen zeigen in der Abbildung 7 die Abnahme des Durchmessers der rezeptiven Feldzentren im Mittel um 30 Prozent mit steigender Reiz- und Hintergrundsleuchtdichte. Gleichzeitig ist der mittlere Fehler des Mittelwertes dargestellt. Man kann zwei Regressionsgraden angeben, wobei sich möglicherweise die Steigung der Kurve im mesopischen Bereich ändert.
Es ergibt sich aus diesen Befunden, daß der funktionelle Durchmesser des rezeptiven Feldzentrums einer Ganglienzelle vom Adaptationszustand der ganzen Netzhaut abhängig ist.

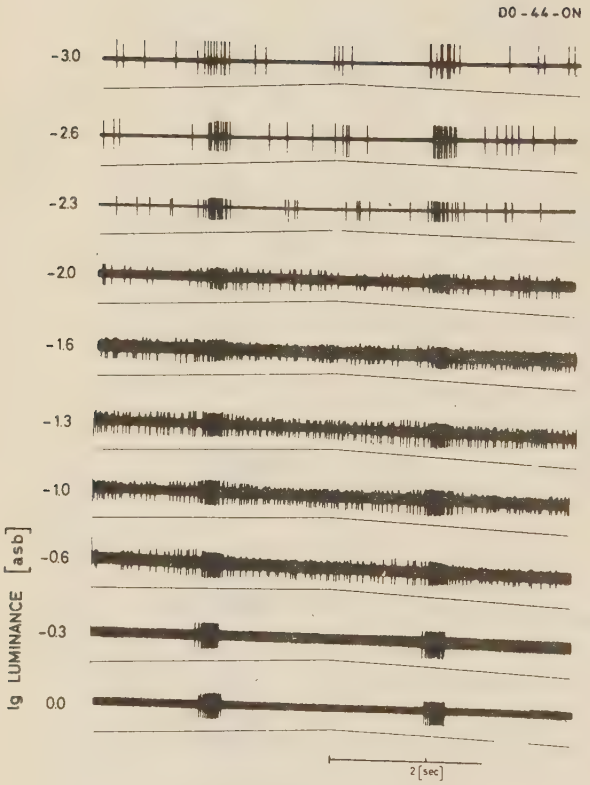

Abb.5 Originalregistrierung der Reizantwort einer Ganglienzelle. Auf der Ordinate ist die Zunahme der Leuchtdichte von oben (0,047 asb) nach unten (187,5 asb) dargestellt, auf der Abszisse die Zeit (sec).

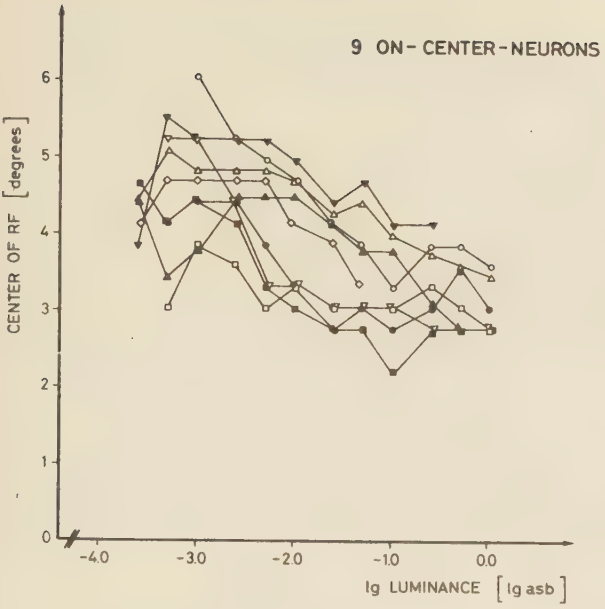

Abb.6 9 on-Zentrum-Neurone: der funktionelle Durchmesser der rezeptiven Feldzentren in Grad (auf der Ordinate) nimmt mit zunehmender Leuchtdichte (auf der Abszisse) deutlich ab.

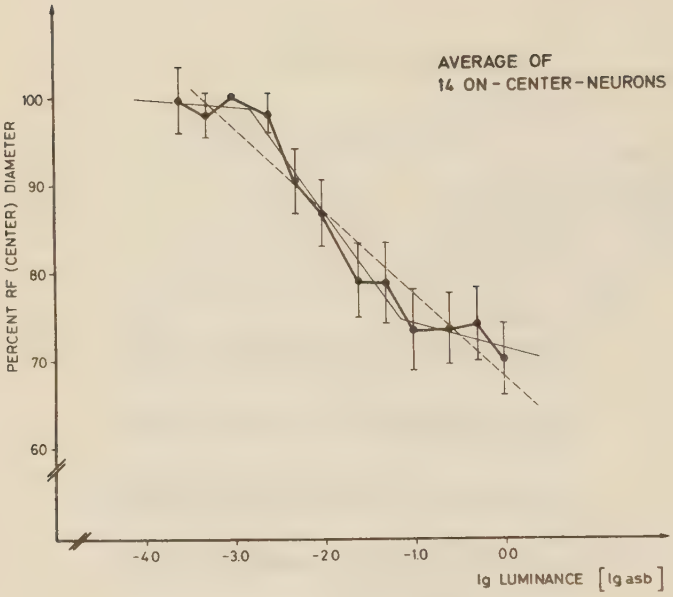

Abb.7 Mittelwertskurve von 14 on-Zentrum-Neuronen. Wegen der unterschiedlichen Feldgrößen wurden die Daten normiert. Man erkennt die Abnahme des Durchmessers des rezeptiven Feldzentrums mit zunehmender Leuchtdichte (Abszisse). Beim Übergang in den mesopischen ändert sich möglicherweise die Steigung der Kurve. Dargestellt sind die möglichen Regressionsgeraden (dünn gestrichelt und dünn ausgezogene Linien), sowie der mittlere Fehler des Mittelwertes.

3.1.2. Änderung der Hintergrundaktivität

Die neuronale Daueraktivität des Hintergrundes, auf den die Netzhaut adaptiert ist, ändert sich in Abhängigkeit von der Adaptationsleuchtdichte. Die außerhalb des rezeptiven Feldes gemessene Hintergrundsaktivität nimmt nach völliger Dunkeladaptation bis zu einer Leuchtdichte von 0,00125 (asb) stetig zu, bleibt bei weiterer Zunahme der Leuchtdichte konstant bis zu einer Leuchtedichte von etwa 0,0125 (asb) und nimmt bei weiterer Zunahme der Leuchtdichte schließlich wieder ab. Bei einzelnen on-Zentrum-Neuronen fällt die Hintergrundaktivität ab einer Leuchtdichte von 0,0314 (asb) völlig weg. (Abb. 5).

In der Abbildung 8 wird dieses Verhalten der Hintergrundsaktivität dargestellt. Diese Befunde stimmen mit den von SAKMANN (1969) mitgeteilten Ergebnissen überein, wobei zur Reizung diffuse Lichtreize verwendet wurden.

3.1.3. Änderung der maximalen Entladungsrate im RF-Zentrum

Die beim Durchgang des Reizpunktes durch das rezeptive Feldzentrum gemessene maximale neuronale Reizantwort ändert sich ebenso wie die Hintergrundaktivität bei Zunahme der Leuchtdichte nach Dunkeladaptation. Ausgehend von einer Reizpunktleuchtdichte von 0,0471 (asb) steigt die maximale Entladungsrate bis zu einer Leuchtdichte von 1,875 (asb) an. Bei weiterer Zunahme bleibt die maximale Entladungsrate über eine log-Einheit etwa plateauartig, um schließlich bei weiter ansteigender Leuchtdichte wieder abzunehmen (Abbildung 9). Maximale Entladungsrate und Hintergrundsdichte verändern sich in den untersuchten Bereichen gleichsinnig (Abbildung 10).

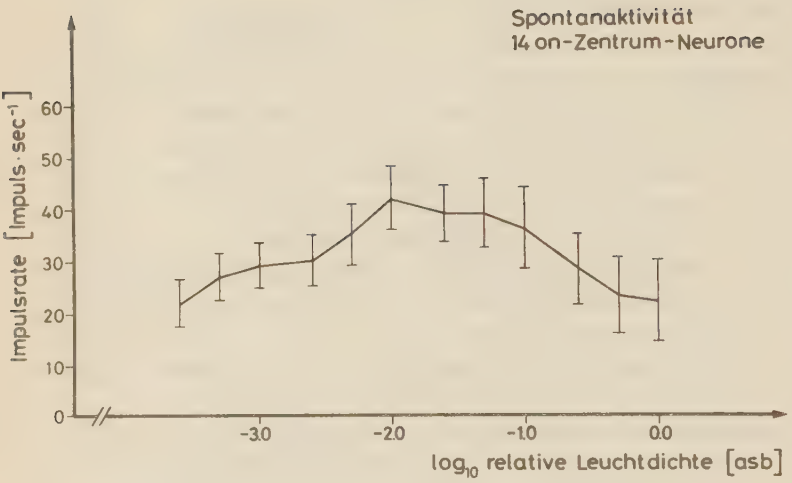

Abb.8 Die Abhängigkeit der Hintergrundaktivität von der Leuchtdichte nach Dunkeladaptation.
Die von der Ganglienzelle weitergeleitete Impulsrate (Ordinate) ist gegen die Veränderung der Leuchtdichte des Hintergrundes (Zunahme der Leuchtdichte auf der Abszisse nach rechts) aufgetragen. Aus der großen individuellen Abweichung einzelner Neurone resultiert der relativ große mittlere Fehler des Mittelwertes (dünne begrenzte Linien).

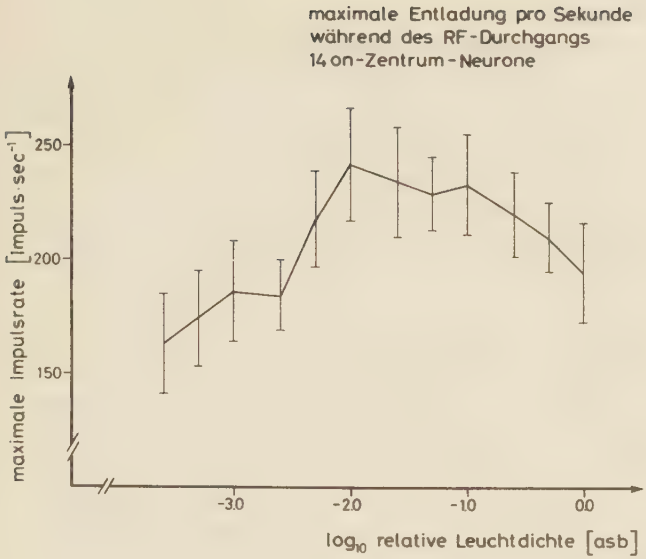

Abb.9 Maximale Entladungsrate in Abhängigkeit von der Reizpunktleuchtdichte.
Dargestellt ist die maximale neuronale Antwort beim Durchgang des Reizpunktes durch das RF-Zentrum.
Die dünnen Linien geben den mittleren Fehler des Mittelwertes an.

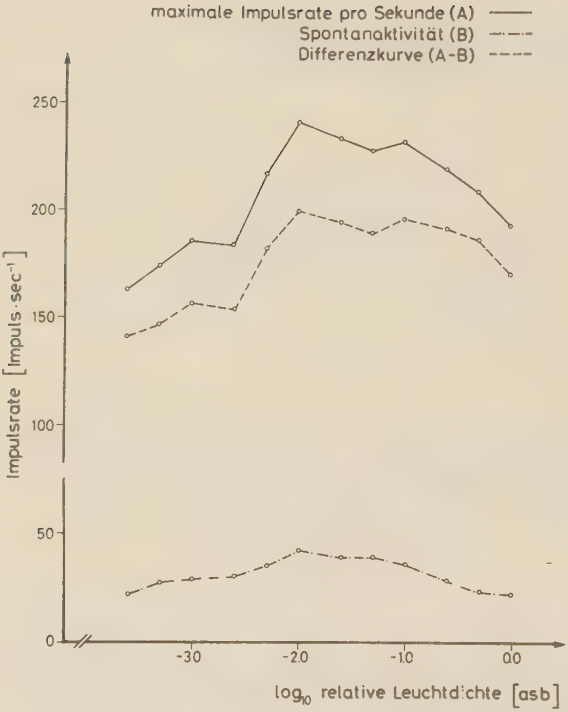

Abb.10 Maximale Impulsrate und Hintergrundaktivität in Abhängigkeit von der Leuchtdichte. (Der Leuchtdichte-Abstand zwischen Reiz und Hintergrund beträgt $1{,}33 \cdot 10^{3}$ (asb).
Wie sich aus der Differenz beider Kurven ergibt, verhalten sich Hintergrund- und maximale Entladung gleichsinnig in den untersuchten Leuchtdichte Bereichen.

3.2. Diskussion

Die von BARLOW, FITZHUGH und KUFFLER (1957) beschriebene Veränderung der rezeptiven Feldorganisation nach Dunkeladaptation bei Untersuchung des RF mit stationären Lichtreizen, sowie die von RODIECK und STONE (1965) beschriebene Veränderung der Größe des rezeptiven Feldzentrums nach Untersuchung mit bewegten Reizen, erweist sich nach den vorliegenden Ergebnissen als ein kontinuierlicher Vorgang, was anhand theoretischer Überlegungen zu erwarten war.
Durch die Überlagerung von Exzitation und Inhibition im rezeptiven Feld in Form zweier räumlicher Gauß-Funktionen (WUTTKE, RACKENSPERGER und GRUSSER, 1965; WUTTKE und GRUSSER, 1966; RODIECK, 1965) mit unterschiedlichen Steigungen und Standardabweichungen ergeben sich die experimentell gefundenen Veränderungen der Größe des rezeptiven Feldzentrums, der maximalen neuronalen Aktivierung und der Hintergrundaktivität. Das Fehlen des hemmenden Umfeldes unterhalb einer Reizleuchtdichte von $0{,}3 \cdot 10^{-3}$ (asb) ist auf eine höhere Reizschwelle für den Inhibitionsprozeß zurückzuführen, der nach Überschreiten der Schwelle mit größerer Anstiegssteilheit als der Exzitationsprozeß mit zunehmender Leuchtdichte anwächst. Mit Zunahme der Adaptationsleuchtdichte wird bei Subtraktion der inhibitorischen Gauß-Funktion von der exzitatorischen Gauß-Funktion das funktionelle Feldzentrum der Ganglienzelle kleiner.
Nach Dunkeladaptation kann im tiefen mesopischen Bereich für die Reizantwort der Ganglienzelle der direkte

Informationsfluß von den Rezepzoren über die Bipolarzellen zu den Ganglienzellen angenommen werden. Die Veränderung der rezeptiven Feldstruktur beginnt mit dem Einsetzen der Interneurone (Horizontal- und Amakrine Zellen), die experimentell als postexzitatorische Hemmung bei den on-Zentrum-Neuronen in Erscheinung tritt. Aufgrund der elektronenmikroskopischen Befunde scheinen die Horizontalzellen hauptsächlich an der Ausbildung der Feldperipherie beteiligt zu sein (DOWLING und BOYCOTT, 1966) und die Amakrinen Zellen liefern zusätzliche Informaionen aus der weiteren Peripherie oder von anderen rezeptiven Feldern. Auch aufgrund neurophysiologischer Untersuchungen sind die Horizontalzellen im Wesentlichen an den durch Lichtadaptation verursachten Veränderungen im rezeptiven Feld verantwortlich (JUNG, 1969).

Herrn Prof.Dr.med.O.-J.Grüsser möchte ich am Schluß dieser Arbeit für die Überlassung des Themas und die stete Hilfe und Beratung bei den Experimenten danken.

4. Literatur

ADRIAN,E.D.,CATELL,M.and HOAGLAND,H.: Sensory discharges in single cutaneus nerve fibres. J.Physiol.72,377-391 (1931)

BARLOW,H.B.,FITZHUGH,R. and KUFFLER,S.W.: Dark Adaptation,absolute Threshold and Purkinje Shift in single Units of the Cat's Retina. J.Physiol.137,327-337 (1957)

BARLOW,H.B.,FITZHUGH,R. and KUFFLER,S.W.: Change of Organisation in the receptive Fields of the Cat's Retina during Dark Adaptation. J.Physiol.137,338-354 (1957)

BARLOW,H.B.and LEVICK,W.R.: Changes in the maintained discharge with adaptation level in the cat retina. J.Physiol.202,699-718 (1969)

BROWN,J.E.and MAJOR,D.: Cat Retinal Ganglion Cell Dendritic Fields. Exp.Neurology 15,70-78 (1966)

BÜTTNER,U und GRÜSSER,O.-J: Quantitative Untersuchungen der räumlichen Erregungssummation im rezeptiven Feld retinaler Neurone der Katze. Kybernetik 4,81-94 (1968)

CAJAL,S.,RAMON y : Die Retina der Wirbeltiere. Übers.v.Graeff.Wiesbaden, J.F.Bergmann (1890)

CLELAND,B.G. and ENROTH-CUGELL,CH.: Quantitative Aspects of Sensivity and Summation in the Cat Retina. J.Physiol.198,17-38 (1968)

CREUTZFELDT,O. und SAKMANN,B.: Neurophysiologie of Vision. Ann.Rev.Physiol.31,499-544 (1969)

DAW,N.W. and PEARLMANN,A.L. : Cat Color Vision:one Cone Process or several? J.Physiol.201,745 (1969)

DIETERICH,C.: Feinstrukturelle Untersuchungen an den Horizontalzellen der menschlichen Nezthaut. Z.Zellforsch.mikr.Anat.98,277-289 (1969)

DOWLING,J.E. : The Site of visual Adaptation. Science 155,3760 (1967)

DOWLING,J.E. : Synaptic Organisation of the Frog Retina:An Electron microscopic Analysis comparing the Retinas of Frogs and Primates. Proc.Roy.Soc.Ser.B.170,205-227 (1968)

DOWLING,J.E. and BOYCOTT,B. : Neural Connections of the Retina: Fine Structure of the Inner Plexiform Layer. In: Symp.on quantitative Biol.30, 393-402 (1965)

DOWLING,J.E. and BOYCOTT,B. : Organisation of primate retina: electron microscopy. Proc.Roy.Soc.,B,166,80-111 (1966)

DOWLING,J.E.,BROWN,J. and MAJOR,D. : Synapses of Horizontal Cells in Rabbit and Cat Retinas. Science 153,1639-1641 (1966)

DOWLING,J.E. and WERBLIN,F. :	Organisation of the Retina of the Mudpuppy,Necturus maculosus. 1.Synaptic Structure. J.Neurophysiol.32,315-338 (1969)
GALLEGO,A. :	Connections transversales au niveau des couches plexiforme de la rétine. Actualités Neurophysiologiques 5-27 (1966)
GOURAS,P. :	The Effects of Light-Adaptation on Rod and Cone Receptive Field Organisation of Monkey Ganglion Cells. J.Physiol.192,747-760 (1967)
HARTLINE,H.K. :	The Response of single optic Nerve Fibres in the Vertebrate Eye to Illumination of the Retina. Amer.J.Physiol.121,400-415 (1938)
HARTLINE,H.K. :	The receptive fields of optic nerve fibres. Amer.J.Physiol.130,690-699 (1940)
KÖNIG,A. :	Die Abhängigkeit der Sehschärfe von der Beleuchtungsintensität. S.B.d.Preuss.Acad.Wiss.1897,pp.559-575
KOZAK,W.,RODIECK,R.W. and BISHOP,P.O. :	Responses ofsingle units in lateral geniculate nucleus of cat to moving visual patterns. J.Neurophysiol.28,19-47 (1965)
KUFFLER,S.W. :	Discharge patterns and functional Organization of mammalian Retina. J.Neurophysiol.16,37-68 (1953)

KUFFLER,S.W.,FITZHUGH,R. and BARLOW,H.B. : Maintained Activity in the Cat's Retina in Light and Darkness. J.gen.Physiol.40,683-702 (1957)

HECHT,S. : The Relation between Visual Acuity and Illumination. J.Physiol.11,255-281 (1928)

LYTHGOE,R.J. : The mechanism of dark adaptation. Brit.J.Ophthal.24,31-43 (1940)

MAYER,T. : Experimenta circa visus aciem. Commentarii Societates Goettingensis 97,(1754)

MICHAEL,CH. : Retinal Processing of visualImages. Sc.Amer.220,104-114 (1969)

MÜLLER,U. : Untersuchung der Helligkeitsempfindung unter Berücksichtigung der Änderung des Adaptationszustandes des Auges. Biophysik 5,276 (1969)

PIRENNE,M.H. and DENTON,E.J. : Quanta and visual Thresholds. J.opt.Soc.Amer.41,426 (1951)

POLYAK,S. : The Vertebrate Visual System. Univ.of Chicago Press,1957

POSCH,A. : Über Sehschärfe und Beleuchtung. Archiv f.Augen- u.Ohrenheilk. 14, 1876

RODIECK,R.W. : Quantitative Analysis of Cat retinal Ganglion Cell Response to visual Stimuli. Vision Res.5,583-601 (1965)

RODIECK,R.W. and STONE,J. : Response of Cat retinal Ganglion Cells to moving visual Patterns. J.Neurophysiol.28,819-832 (1965)

SAKMANN,B. : Scotopic and mesopic Light Adaptation in the Cat's Retina. Pflügers Archiv 313,168-187 (1969)

SCHOBER,H. : Das Sehen. Fachbuchverlag Leipzig,1958 2.Aufl.,Vol.2

SVAETICHIN,G.: In:The visual system:Neurophysiology and Psychophysics,445,ed.Jung,R. and Kornhuber,H.Berlin. Springer.

STONE,J.: A quantitative analysis of the distribution of ganglion cells in the cat's retina. J.Comp.Neurol.124,337-352 (1965)

TRENDELENBURG,W. : Der Gesichtssinn. 2.Aufl.,Berlin Springer (1961)

WERBLIN,F. : Response of Retinal Cells to moving Spots: Intracellular Recording in Necturus maculosus. J.Neurophysiol.33,342-350 (1970)

WIESEL,T.N. : Receptive Fields of Ganglion Cells in the Cat's Retina. J.Physiol.153,583-594 (1960)

WUTTKE,W. und GROSSER,O.-J.: Die funktionelle Organisation der rezeptiven Felder von on-Zentrum-Neuronen der Katzenretina. Pflügers Arch.ges.Physiol. 289,R83 (1966)

Lebenslauf

Am 20.April 1942 wurde ich,Hannes Domberg,in Dresden geboren als Sohn des Zahnarztes Dr.med.dent. Siegfried Domberg und seiner Ehefrau Sigrid Domberg, geborene Brutzer.

Von September 1949 bis Dezember 1956 besuchte ich die Grundschule in Reichenbach/Vogtland.Von 1957 bis März 1962 besuchte ich bis zum Abitur in Aalen/Württ. den mathematisch-naturwissenschaftlichen Zweig des Schubart-Gymnasium.

Vom Sommersemester 1962 an studierte ich an der Freien Universität Berlin Medizin.Nach dem Physikum 1964 wurde ich in die Studienstiftung des Deutschen Volkes aufgenommen.1965 studierte ich an der Universität in Zürich Medizin,anschließen bis zum Staatsexamen 1968 wider in Berlin an der Freien Universität.

Nach dem Staatsexamen arbeitete ich als Doktorand und Medizinalassistent von Oktober 1968 bis September 1969 in der neurophysiologischen Abteilung des Physiologischen Institut der Freien Universität Berlin bei Herrn Prof.Dr.O.-J.Grüsser.Nach Abschluß der Medizinalassistentenzeit und Approbation als Arzt im April 1970 befinde ich mich in der klinischen Weiterbildung zum Facharzt für Innere Medizin.

B. Ladewig · Dissertationsdruck · 1 Berlin 12 · Pestalozzistr. 105 · Tel. 318885